

猕猴桃属花粉形态及其系统学意义

姜正旺 王圣梅 张忠慧 黄宏文*

(中国科学院武汉植物园 武汉 430074)

Pollen morphology of *Actinidia* and its systematic significance

JIANG Zheng-Wang WANG Sheng-Mei ZHANG Zhong-Hui HUANG Hong-Wen*

(Wuhan Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

Abstract There exist many taxonomic uncertainties in the genus *Actinidia* Lindl. as to the circumscription of sections and treatment of closely related species because of natural interspecific crossing. Little has been attempted to use micromorphological characters to address the problems. Pollen morphology of 21 species, 6 varieties and 4 interspecific hybrids (F_1) of the genus *Actinidia* was studied using SEM. A detailed description of the pollen grains was presented and a key to the species of the genus was given based on the pollen morphology observed. The results were summarized as follows: (1) The pollen grains are mainly prolate to subspheroidal in shape, and there were less distinct interspecific differences in the shape than those in size and ornamentation. (2) Most species introduced from the wild have three colpi rather than three colpi as previously reported, the reason for which could be presumed that the pollen materials observed were harvested from specimens collected from different places with different habitats and that the plants might have undergone various crossings in the wild. (3) The pollen grains of interspecific hybrids were hollow and infertile, which may be due to the different ploidy levels between the parental species, a phenomenon common in the genus *Actinidia*. (4) The pollen of cultivated staminate varieties was compared with that of the wild types, and the ornamentation became finer than that of the later ones. This characteristic was presumed to be an important evolutionary trait beneficial to pollination in dioecious plants, a phenomenon which is worthy of further study. (5) The pollen size of male plant individuals is found to be somewhat correlated with the fruit size, a phenomenon which may be helpful for early selection of hybrids.

Key words *Actinidia*, pollen morphology, systematic significance.

摘要 由于天然种间杂交, 猕猴桃属 *Actinidia* Lindl. 的分类存在着组间界限不清、近缘种之间很难区分的问题。本文试图通过对该属不同组、系的植物花粉及种间杂交后代花粉的扫描电镜观察, 探讨该属物种的系统学关系。在扫描电镜下观察了猕猴桃属植物 21 种、6 变种和 4 个不同种间杂交 F_1 代植株的花粉, 描述了它们的花粉形态, 并根据花粉形态特征建立了相应的检索表。研究结果表明 (1) 猕猴桃属的花粉形状主要以长球形至近球形为主, 变异较小, 而花粉粒大小和外界纹饰的种间差异较大。(2) 多数迁地保护物种的花粉粒以三孔沟为主, 不同于以前报道的以三拟孔沟为主, 原因可能是花粉样本采集地的环境不一样, 以及野外的广泛杂交造成的。(3) 种间杂交后代花粉空瘪, 无授粉能力, 是由于所采用亲本植株染色体的倍性不同, 后代不能产生正常花粉所致。(4) 人工选育雄株花粉外壁纹饰较野生雄株花粉的精细, 这种花粉外壁纹饰变小的特征可能有利于雌雄异株植物的授粉受精。这一现象值得进一步

2003-08-04 收稿, 2003-12-25 收修稿。

基金项目: 国家自然科学基金(30070082); 中国科学院生物科技特别支持项目(STZ-01-34) Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30070082) and the Special Foundation for Bioscience and Technology of the Chinese Academy of Sciences (Grant No. STZ-01-34)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: hongwen@public.wh.hb.cn)

探讨。(5) 雄株花粉大小与其雌株果实大小之间有一定相关性,这一现象有助于杂交后代的早期筛选。

关键词 猕猴桃属;花粉形态;系统学意义

全世界记载有猕猴桃属 *Actinidia* Lindl. 植物 66 种,主要分布在亚洲东部的亚热带和温带地区。我国原产 62 种,其中少数种类,如美味猕猴桃 *A. deliciosa* 和中华猕猴桃 *A. chinensis* 的果实具有重要商品价值,是近 20 年来世界各地竞相发展的重要水果资源(黄宏文等 2000)。猕猴桃属植物雌雄异株,染色体倍性复杂,自 Lindley 在 1836 年建立该属以来,分类学家对其进行了多次分类修订。Dunn (1911)首次建立了猕猴桃科 Actinidiaceae,并认为该属有 24 个种,分为 4 个组。李惠林(1952)又进一步修订了 Dunn 的分类系统,将 Dunn 忽略的叶片毛被的结构作为新的分组依据,从而将原来的被毛组 sect. *Vestitae* 分为星毛组 sect. *Stellatae* 和糙毛组 sect. *Strigosae*,保留了斑果组 sect. *Maculatae*,将瓶形果组 sect. *Ampulliferae* 和净果组 sect. *Leiocarpae* 合并为净果组,仍为 4 个组,但归并了一些种,认为猕猴桃属植物有 36 种,14 变种,1 变型,1 杂种。梁畴芬等(1984)修订了李惠林(1952)的猕猴桃属分类系统,以茎髓部的结构和叶背毛形态为依据,进一步将净果组分为片髓系 ser. *Lamellatae* 和实髓系 ser. *Solidae*,将星毛组再分为完全星毛系 ser. *Perfectae* 和不完全星毛系 ser. *Imperfectae*,形成现行的“四组四系”分类系统,认为该属植物世界上有 54 种,中国有 51 种,35 变种,6 变型。崔致学(1993)收录了 63 个种,其中原产中国者有 59 种,43 变种,7 变型。近年来,不断有学者发表新种或新分类群,目前全世界共有该属植物 66 种(黄宏文等 2000)。

对猕猴桃属植物的系统学研究已涉及很多领域,如经典植物分类(梁畴芬,1975, 1982;梁畴芬等,1984;崔致学,1993)、植物化学(Webby et al., 1994)、细胞学(熊治廷等, 1985;熊治廷,黄仁煌,1988;何子灿等,1998)等位酶多态性(Testolin & Ferguson, 1997; Testolin et al., 1997;黄宏文等,1997)、分子系统学(Chat et al., 1999;Cipriani et al., 1995; Crowhurst & Gardner, 1991;Huang et al., 1998, 2002;Testolin & Cipriani, 1997;Yan et al., 1997)、叶表皮毛微形态(何子灿等,2000)的研究。由于在自然和人工栽培状态下猕猴桃属植物很容易进行种间杂交和种内多倍化,使得杂交类型具有形态和倍性上的差异,因此不同学者对该属植物种的界定、组的划分及其系统学关系存在不同看法,造成该属植物现行的分类系统存在着组间界限不清,近缘种之间很难区分的问题(李建强等 2000)。

形态性状是传统植物分类的主要依据,目前猕猴桃属的分类系统也是利用少数几个宏观的形态性状建立的。花粉形态特征相对保守,对花粉形态的研究有助于解决某些植物在分类系统上的地位问题(邹乐敏等,1986)。利用花粉形态进行猕猴桃属植物少数种类的分类地位与亲缘关系的探讨,国内已有报道(张芝玉,1987;康宁等,1993;祝晨等,1995),但大多局限于常见种类。本研究力求收集该属较多种类的花粉,尽可能使每组的代表性物种都有花粉材料,并试图通过对不同地域猕猴桃属物种的花粉和种间杂交后代花粉的变异研究,探讨环境是否造成花粉外壁纹饰的变化,以及近缘物种花粉外壁纹饰的分化式样。

1 材料和方法

1.1 材料

花粉主要采自中国科学院武汉植物园的猕猴桃资源圃,部分来自广西壮族自治区·中

国科学院广西植物研究所。在 4–5 月份雄株的初花期 ,采摘即将开放的花苞 ,将花药用小镊子剥至培养皿中 ,自然干燥后转入小瓶中 ,然后放在有蓝色硅胶的玻璃干燥器中 ,放入冰箱冷冻保存约 8 个月。广西花粉材料已在冰箱中冷藏保存 12 个月 ,与武汉的材料一起制样观察。

花粉材料包括 21 种 6 变种 ,并有 4 个种间杂交后代植株 :中华猕猴桃(武植 3 号)×毛花猕猴桃 ,毛花猕猴桃×中华猕猴桃 ,中华猕猴桃(武植 3 号)×阔叶猕猴桃 ,美味猕猴桃(金魁)×中华猕猴桃(磨山 4 号) 。详见表 1。

表 1 猕猴桃属 21 种、6 变种及 4 个种间杂交后代植株花粉的形态特征
Table 1 Pollen characteristics of 21 species , 6 varieties and 4 individuals of interspecific hybrids in the genus *Actinidia*

分类群 Taxon	形状 Shape	大小(极轴 × 赤道轴) Size (polar × equatorial) (μm)	极轴/ 赤道轴 P/E	萌发孔 类型 Type of aperture	萌发 沟长 Length of colpus (μm)	外壁纹饰 Exine ornamen- tation	凭证标本 Voucher	图 Figure
净果组 sect. <i>Leiocarpae</i> Dunn								
片髓系 ser. <i>Lamellatae</i> C. F. Liang								
软枣猕猴桃 <i>A. arguta</i> (Sieb. & Zucc.) Planch. ex Miq.	近球形 subspher- oidal	(27.3 – 30.8) 29.8 × 16.8 (14.0 – 18.3)	1.77	三孔沟 3- colporate	26.9	皱波状 rugulate	AA990401 (HIB)	55 , 56
黑蕊猕猴桃 <i>A. melanandra</i> Franch.	近长球形 subprolate	(24.1 – 28.3) 27.1 × 13.2 (12.4 – 13.7)	2.05	三拟孔沟 3- colporoidate	25.5	细皱波状 finely rugulate	ME000504 (HIB)	5 – 7
实髓系 ser. <i>Solidae</i> C. F. Liang								
葛枣猕猴桃 <i>A. polygama</i> (Sieb. & Zucc.) Maxim.	长球形 prolate	(30.1 – 34.4) 31.6 × 14.9 (13.7 – 16.6)	2.12	三孔沟 3- colporate	29.1	规则皱波状 regularly rugulate	PC000506 (HIB)	21 – 23
大籽猕猴桃 <i>A. macrosperma</i> C. F. Liang	近长球形 subprolate	(28.0 – 34.7) 31.6 × 14.2 (12.0 – 16.9)	2.23	三拟孔沟 3- colporoidate	28.0	细皱波状 finely rugulate	MA000420 (HIB)	3 , 4
梅叶猕猴桃 <i>A. macrosperma</i> var. <i>mumoides</i> C. F. Liang	近长球形 subprolate	(26.0 – 36.0) 32.8 × 16.2 (14.7 – 18.0)	2.03	三拟孔沟 3- colporoidate	29.6	细皱波状 finely rugulate	MB000423 (HIB)	1 , 2
斑果组 sect. <i>Maculatae</i> Dunn								
革叶猕猴桃 <i>A. rubricaulis</i> Dunn var. <i>coriacea</i> (Finet & Gagnep.) C. F. Liang	长球形 prolate	(19.5 – 22.9) 21.1 × 9.9 (8.7 – 11.6)	2.12	三孔沟 3- colporate	19.9	不规则皱波状 irregularly rugulate	RB000422 (HIB)	27 – 29
毛叶硬齿猕猴桃 <i>A. callosa</i> Lindl. var. <i>strigillosa</i> C. F. Liang	近长球形 subprolate	(24.2 – 26.9) 25.4 × 11.1 (10.8 – 12.6)	2.29	三拟孔沟 3- colporoidate	23.8	细皱波状 finely rugulate	CG000515 (HIB)	30 , 31
异色猕猴桃 <i>A. callosa</i> var. <i>dis- color</i> C. F. Liang	长球形 prolate	(21.3 – 25.7) 23.4 × 11.0 (10.0 – 12.6)	2.13	三孔沟 3- colporate	21.0	浅皱波状 shallowly rugulate	CC000430 (HIB)	36 , 37
华南猕猴桃 <i>A. glaucophylla</i> F. Chun	近球形 subspher- oidal	(20.1 – 21.2) 20.7 × 11.8 (11.4 – 12.2)	1.75	三孔沟 3- colporate	18.3	规则皱波状 regularly rugulate	GB000426 (HIB)	57 , 58

表 1 (续) Table 1 (Continued)

分类群 Taxon	花粉 Shape	大小(极轴 × 赤道轴) Size (Polar × Equatorial) (μm)	极轴/ 赤道轴 P/E	萌发孔 类型 Type of aperture	萌发 沟长 Length of colpus (μm)	外壁纹饰 Exine ornamen- tation	凭证标本 Voucher	图 Figure
金花猕猴桃 <i>A. chrysantha</i> C. F. Liang	近长球形 subprolate	(26.3 – 27.9) 27.0 × 12.4 (11.8 – 13.2)	2.18	三孔沟 3- colporate	22.9	不规则皱波状 irregularly rugulate	CN000429 (HIB)	8 – 10
清风藤猕猴桃 <i>A. sabiaefolia</i> Dunn	近球形 subspher- oidal	(17.4 – 19.8) 18.9 × 10.0 (9.4 – 10.6)	1.89	三孔沟 3- colporate	16.9	细颗粒或网纹 minutely granular or reticulate	SA990419 (HIB)	60
糙毛组 sect. <i>Strigosae</i> Li								
美丽猕猴桃 <i>A. melliana</i> Hand.- Mazz.	近圆柱形 subcylin- drical	(19.0 – 21.1) 20.4 × 10.9 (10.2 – 11.7)	1.87	三拟孔沟 3- colporoidate	16.5	不规则皱波状 irregularly rugulate	MJ000516 (HIB)	42 – 44
长叶猕猴桃 <i>A. hemleyana</i> Dunn	长球形 prolate	(22.7 – 25.4) 24.5 × 12.0 (10.1 – 12.9)	2.04	三孔沟 3- colporate	22.8	规则皱波状 regularly rugulate	HA000518 (HIB)	25 , 26
星毛组 sect. <i>Stellatae</i> Li								
完全星毛系 ser. <i>Perfectae</i> C. F. Liang								
粉毛猕猴桃 <i>A. furinosa</i> C. F. Liang	近球形 subspher- oidal	(21.5 – 25.3) 23.3 × 11.7 (11.0 – 12.2)	1.99	三孔沟 3- colporate	21.1	规则细皱波状 regularly and finely rugulate	FA990427 (HIB)	59
密花猕猴桃 <i>A. rufotricha</i> C. Y. Wu var. <i>glomerata</i> C. F. Liang	近球形 subspher- oidal	(22.5 – 23.8) 23.4 × 12.5 (11.3 – 14.4)	1.87	三孔沟 3- colporate	20.6	不规则皱波状 irregularly rugulate	RG990430 (HIB)	52
黄毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i> Hance var. <i>fulvicoma</i>	长球形 prolate	(28.9 – 30.6) 29.8 × 13.8 (12.5 – 15.0)	2.16	三孔沟 3- colporate	26.3	不规则皱波状 irregularly rugulate	FF000502 (HIB)	18 – 20
绵毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i> var. <i>lanata</i> (Hemsl.) C. F. Liang	长球形 prolate	(20.5 – 25.9) 23.5 × 11.2 (9.0 – 13.0)	2.10	三孔沟 3- colporate	20.0	规则细皱波状 regularly and finely rugulate	FG000519 (HIB)	24
糙毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i> var. <i>lanata</i> f. <i>hirsuta</i> (Finet & Gagnep.) C. F. Liang	近球形 subspher- oidal	(24.3 – 26.8) 25.9 × 13.5 (12.5 – 15.0)	1.92	三拟孔沟 3- colporoidate	21.5	粗皱波状 roughly rugulate	FI990503 (HIB)	47 – 49
阔叶猕猴桃 <i>A. latifolia</i> (Gardn. & Champ.) Merr.	近球形 subspher- oidal	(20.9 – 23.1) 21.8 × 11.0 (10.2 – 12.3)	1.98	三孔沟 3- colporate	20.0	不规则粗皱波状 irregularly and roughly rugulate	LC990511 (HIB)	50 , 51
安息香猕猴桃 <i>A. styracifolia</i> C. F. Liang	纺锤形 spindle- shaped	(17.0 – 18.7) 17.5 × 12.0 (10.3 – 13.6)	1.46	三拟孔沟 3- colporoidate	14.9	规则皱波状 regularly rugulate	SF000505 (HIB)	40 , 41
中华猕猴桃 <i>A. chinensis</i> Planch.	长球形 prolate	(26.2 – 32.5) 28.2 × 13.5 (11.7 – 15.3)	2.09	三孔沟 3- colporate	25.0	规则细网纹 regularly and finely reticulate	CK000429 (HIB)	14 – 17
中华猕猴桃雄株“磨 山 5 号 ” <i>A. chinensis</i> cv. Moshan No. 5	近长球形 subprolate	(24.2 – 29.9) 27.6 × 11.8 (10.4 – 13.2)	2.34	三孔沟 3- colporate	25.7	规则细网纹 regularly and finely reticulate	CK000428 (HIB)	71 , 72

表 1 (续) Table 1 (Continued)

分类群 Taxon	花粉形状 Shape of pollen grains	大小(极轴 × 赤道轴) Size (Polar × Equatorial) (μm)	极轴 / 赤道轴 P/E	萌发孔 类型 Type of aperture	萌发 沟长 Length of colpus (μm)	外壁纹饰 Exine ornamen- tation	凭证标本 Voucher	图 Figure
毛花猕猴桃 <i>A. eriantha</i> Benth.	长球形 prolate	(25.6 – 30.0) 27.4 × 14.8 (13.1 – 16.9)	1.85	三孔沟 3- colporate	23.6	规则粗皱波状 regularly and roughly rugulate	EA990427 (HIB)	53 , 54
美味猕猴桃 <i>A. deliciosa</i> (<i>A.</i> <i>Chev.</i>) <i>C. F. Liang</i> & <i>A. R. Ferguson</i>	长球形 prolate	(30.6 – 35.5) 32.7 × 15.4 (12.9 – 16.2)	2.12	三孔沟 3- colporate	29.0	粗网纹 roughly reticulate	DA000510 (HIB)	11 – 13
美味猕猴桃雄株 “ 汤姆利 ” <i>A. deliciosa</i> cv. Tomuri	长球形 prolate	(30.5 – 33.9) 31.9 × 14.5 (12.5 – 16.7)	2.20	三孔沟 3- colporate	28.8	细皱波状 finely rugulate	DA000511 (HIB)	69 , 70
不完全星毛系 ser. <i>Imperfectae</i> <i>C. F. Liang</i>								
漓江猕猴桃 <i>A. lijiangensis</i> <i>C. F.</i> <i>Liang</i> & <i>Y. X. Lu</i>	近球形 subspher- oidal	(19.0 – 24.7) 21.8 × 11.9 (10.8 – 12.9)	1.83	三拟孔沟 3- colporoidate	19.3	细网纹 finely reticulate	LG990505 (HIB)	45 , 46
大花猕猴桃 <i>A. grandiflora</i> <i>C. F.</i> <i>Liang</i>	近长球形 subprolate	(27.8 – 31.0) 29.1 × 12.0 (11.1 – 13.0)	2.43	三孔沟 3- colporate	26.7	细皱波状 finely rugulate	GH000424 (HIB)	32 – 34
系统位置待定的种 Species with uncertain systematic position								
湖北猕猴桃 <i>A. hubeiensis</i> <i>H. M.</i> <i>Sun</i> & <i>R. H. Huang</i>	近长球形 subprolate	(26.0 – 31.4) 28.7 × 13.6 (13.0 – 14.4)	2.11	三孔沟 3- colporate	26.2	细网纹 finely reticulate	HU000513 (HIB)	38 , 39
山梨猕猴桃 <i>A. rufa</i> (<i>Sieb.</i> & <i>Zucc.</i>) <i>Planch.</i> & <i>Miq.</i>	长球形 prolate	(23.5 – 28.2) 25.6 × 11.9 (11.3 – 12.7)	2.15	三孔沟 3- colporate	23.5	细皱波状 finely rugulate	RE000430 (HIB)	35
种间杂交类型 Interspecific hybrids								
美味猕猴桃 × 中华猕猴桃 <i>A. deliciosa</i> × <i>A. chi- nensis</i>	近长球形 subprolate	(21.7 – 27.9) 24.2 × 12.4 (10.7 – 14.7)	1.95	三拟孔沟 3- colporoidate	18.6	不规则皱波状 irregularly rugulate	IH000506 (HIB)	66 – 68
中华猕猴桃 × 阔叶猕猴桃 <i>A. chinensis</i> × <i>A. latifo- lia</i>	近长球形 subprolate	(23.4 – 27.3) 25.2 × 11.8 (11.3 – 12.3)	2.14	2 – 3 孔沟 2 – 3 colporate	23.0	皱波状 rugulate	IH000507 (HIB)	61
中华猕猴桃 × 毛花猕猴桃 <i>A. chinensis</i> × <i>A. eriantha</i>	近长球形 subprolate	(20.7 – 21.8) 21.3 × 10.9 (9.8 – 11.6)	1.95	2 – 3 孔沟 2 – 3 colporate	15.9	不规则皱波状 irregularly rugulate	IH000508 (HIB)	62 , 63
毛花猕猴桃 × 中华猕猴桃 (<i>T</i> ₁₈) <i>A. eriantha</i> × <i>A. chinensis</i>	长球形 prolate	(30.6 – 31.3) 30.8 × 14.2 (13.7 – 15.0)	2.17	三孔沟 3- colporate	26.3	规则粗皱波状 regularly and roughly rugulate	IH000509 (HIB)	64 , 65

1.2 方法

在编有不同台号的样品台一端贴上 0.8 cm 见方的双面胶带。再将每一样本的花粉用牙签弹播在胶带上 (数量不宜多 (以免引起观察时的高压放电现象) , 记录不同样本的对应台号。然后放入喷金容器中 (每次 8 个样) , 用 1.2 kv 电压、10 mA 电流、30 nm 金粉喷 4

min 取出后 ,分批放入 JSM-35CF 扫描电镜(日本电子公司)中进行观察 ,所用电压为 25 kv ,工作距离 39 mm ,电流 2×10^{-11} A。每样本观察并记录 4 种模式 ,即群体、单体赤道面、极面和纹饰特写 ,拍照花粉不同放大倍数的照片 ,进行萌发孔和花粉外壁纹饰等性状的描述。花粉的大小根据群体照片的比例尺 ,选择 10 个左右位置适当的花粉粒测量花粉粒的极轴、赤道轴和萌发沟长度。

2 结果和分析

2.1 猕猴桃属花粉的主要形态特征

猕猴桃属植物的花粉粒多为长球形、近球形 ,少数为圆柱形或纺锤形。27 个分类群的花粉平均大小为 $25.7 \mu\text{m} \times 12.7 \mu\text{m}$,最大的是梅叶猕猴桃的花粉($32.8 \mu\text{m} \times 16.2 \mu\text{m}$) ,最小的是安息香猕猴桃的花粉($17.5 \mu\text{m} \times 12.0 \mu\text{m}$)。极轴与赤道轴比的平均值(P/E)为 2.02 ,最大的是大花猕猴桃(2.43) ,最小的为安息香猕猴桃(1.46)(表 1)。花粉粒具三孔沟或三拟孔沟 ,沟较长 ,平均为 $22.9 \mu\text{m}$,占极轴长度的 89.1%。极面观为三裂圆形或近三角形。花粉粒两端多为圆弧状 ,少数种类花粉的两端较平 ;而杂种的花粉粒较空瘪 ,萌发沟宽而深 ,两端较尖。花粉外壁纹饰多为皱波状或网纹 ,纹饰上或纹饰间有大小不等、深浅不一的穿孔 ,杂交植株的外壁凸凹较明显 ,纹饰较大 ,除具有穿孔外 ,有的还可见到外壁上粘有很小的圆形颗粒或碎片状颗粒(图 61 - 72)。

2.2 根据花粉形态建立的分种检索表

- 1. 花粉粒为长球形、近长球形 ,P/E 值大于 2.0。
 - 2. 外壁纹饰皱波状 ,纹饰明显。
 - 3. 萌发沟长大于 $25 \mu\text{m}$,极轴长度 $24 - 34 \mu\text{m}$ 。
 - 4. 花粉粒近长球形。
 - 5. 具三拟孔沟。
 - 6. 外壁穿孔明显。
 - 7. 穿孔大而稀 1. 梅叶猕猴桃 *Actinidia macrosperma* var. *mumoides*
 - 7. 穿孔小而密 2. 大籽猕猴桃 *A. macrosperma*
 - 6. 外壁细皱波状 3. 黑蕊猕猴桃 *A. melanandra*
 - 5. 具三孔沟。
 - 8. 外壁纹饰为细皱波状 4. 大花猕猴桃 *A. grandiflora*
 - 8. 细网纹状纹饰 5. 湖北猕猴桃 *A. hubeiensis*
 - 4. 花粉粒长球形。
 - 9. 花粉粒两端较平或圆。
 - 10. 外壁纹饰为明显规则皱波状。
 - 11. 穿孔大而稀 6. 美味猕猴桃 *A. deliciosa*
 - 11. 穿孔小而密 7. 中华猕猴桃 *A. chinensis*
 - 10. 外壁纹饰为不规则皱波状 ,穿孔明显 8. 黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*
 - 9. 花粉粒两端稍尖 9. 葛枣猕猴桃 *A. polygama*
 - 3. 花粉粒萌发沟长度小于 $25 \mu\text{m}$,极轴长度 $19 - 28 \mu\text{m}$ 。
 - 12. 外壁纹饰为规则细皱波状。
 - 13. 花粉粒两端稍钝或较平 10. 绵毛猕猴桃 *A. fulvicoma* var. *lanata*

13. 花粉粒两端较尖或圆 11. 长叶猕猴桃 *A. hemsleyana*
 12. 外壁纹饰为不规则皱波状。
 14. 穿孔密 12. 革叶猕猴桃 *A. rubricaulis* var. *coriacea*
 14. 穿孔稀 13. 金花猕猴桃 *A. chrysantha*
 2. 外壁纹饰为细皱波状 纹饰浅。
 15. 花粉粒近长球形 β 拟孔沟 14. 毛叶硬齿猕猴桃 *A. callosa* var. *strigillosa*
 15. 花粉粒长球形 β 孔沟。
 16. 穿孔密 15. 山梨猕猴桃 *A. rufa*
 16. 穿孔稀 16. 异色猕猴桃 *A. callosa* var. *discolor*
 1. 花粉粒为近球形、纺锤形或近圆柱形 ;P/E 值小于 2.0。
 17. 花粉具三拟孔沟。
 18. 花粉粒纺锤形或近圆柱形。
 19. 外壁纹饰为较规则的皱波状 17. 安息香猕猴桃 *A. styracifolia*
 19. 外壁纹饰为网眼状穿孔 18. 美丽猕猴桃 *A. melliana*
 18. 花粉粒近球形。
 20. 外壁纹饰为细网纹 19. 漓江猕猴桃 *A. lijiangensis*
 20. 外壁纹饰为粗皱波状 20. 糙毛猕猴桃 *A. fulvicoma* var. *lanata* f. *hirsuta*
 17. 花粉具三孔沟。
 21. 外壁纹饰为不规则皱波状。
 22. 穿孔大而明显 21. 阔叶猕猴桃 *A. latifolia*
 22. 穿孔小 不明显皱波状 22. 密花猕猴桃 *A. rufotricha* var. *glomerata*
 21. 外壁纹饰为较规则皱波状或具穿孔。
 23. 花粉粒较长(25 – 30 μm)
 24. 外壁纹饰为规则皱波状 23. 毛花猕猴桃 *A. eriantha*
 24. 外壁纹饰穿孔大小不一 24. 软枣猕猴桃 *A. arguta*
 23. 花粉粒较短(17 – 25 μm)
 25. 外壁纹饰穿孔明显。
 26. 穿孔稀 分布不匀 25. 华南猕猴桃 *A. glaucophylla*
 26. 穿孔密而较均匀 26. 粉毛猕猴桃 *A. farinosa*
 25. 外壁纹饰具圆颗粒状凸起 27. 清风藤猕猴桃 *A. sabiaefolia*

Key to species of the genus *Actinidia* based on pollen morphological features

1. Pollen grains prolate , subprolate ; P/E ratio over 2.0.
 2. Exine ornamentation rugulate , distinct.
 3. Colpus over 25 μm long ; polar axis 24 – 34 μm long.
 4. Pollen grains subprolate.
 5. 3-colporoidate.
 6. Exine distinctly perforate.
 7. Pores big and sparse 1. *A. macrosperma* var. *mumoides*
 7. Pores small and dense 2. *A. macrosperma*
 6. Exine finely rugulate 3. *A. melanandra*
 5. 3-colporate.
 8. Exine finely rugulate 4. *A. grandiflora*
 8. Exine finely reticulate 5. *A. hubeiensis*

4. Pollen grains prolate.
 9. Polar ends truncate or rounded.
 10. Exine regularly and distinctly rugulate.
 11. Exine sparsely perforate ; pores larger 6. *A. deliciosa*
 11. Exine densely perforate ; pores smaller 7. *A. chinensis*
 10. Exine irregularly rugulate , distinctly perforate 8. *A. fulvicoma*
 9. Polar ends acute 9. *A. polygama*
3. Colpus less than 25 μm long , and polar axis 19 – 28 μm long.
 12. Exine regularly and finely rugulate.
 13. Polar ends obtuse 10. *A. fulvicoma* var. *lanata*
 13. Polar ends acute or rounded 11. *A. hemsleyana*
 12. Exine irregularly reticulate.
 14. Exine densely perforate 12. *A. rubricaulis* var. *coriacea*
 14. Exine sparsely perforate 13. *A. chrysantha*
2. Exine finely and shallowly rugulate.
 15. Pollen grains subprolate , 3-colporate 14. *A. callosa* var. *strigillosa*
 15. Pollen grains prolate , 3-colporate.
 16. Exine densely perforate 15. *A. rufa*
 16. Exine sparsely perforate 16. *A. callosa* var. *discolor*
1. Pollen grains subspheroidal , spindle-shaped or subcylindrical ; P/E ratio less than 2.0.
 17. 3-colporate.
 18. Pollen grains spindle-shaped or subcylindrical.
 19. Exine regularly rugulate 17. *A. styracifolia*
 19. Exine reticulate-perforate 18. *A. melliana*
 18. Pollen grains prolate.
 20. Exine finely reticulate 19. *A. lijiangensis*
 20. Exine roughly reticulate 20. *A. fulvicoma* var. *lanata* f. *hirsuta*
 17. 3-colporate.
 21. Exine irregularly rugulate.
 22. Exine distinctly perforate ; pores big 21. *A. latifolia*
 22. Exine minutely perforate and shallowly rugulate 22. *A. rufotricha* var. *glomerata*
 21. Exine regularly rugulate or perforate.
 23. Polar axis longer (25 – 30 μm).
 24. Exine regularly rugulate 23. *A. eriantha*
 24. Exine perforate ; pores various in size 24. *A. arguta*
 23. Polar axis shorter (17 – 25 μm).
 25. Exine obviously perforate.
 26. Pores sparsely and unevenly distributed 25. *A. glaucophylla*
 26. Pores densely and evenly distributed 26. *A. farinosa*
 25. Exine distinctly granular 27. *A. sabiaefolia*

3 讨 论

猕猴桃属植物的花粉在形状上变异较少 ,以长球形或近球形为主 ,有三孔沟或三拟孔沟 ,与张芝玉(1987)的报道基本一致 ,但本研究发现萌发孔类型以三孔沟占优势 ,而不是以三拟孔沟为主 ,这种现象可能是花粉样本采集地的环境不一样 ,以及野外的广泛杂交造成的。本研究是采集迁地保护和人工栽培条件下的植株 ,花粉萌发孔是否逐渐由三拟孔沟向三孔沟发展 ,尚需进一步探讨。同时张芝玉(1987)观察到黑蕊猕猴桃和狗枣猕猴桃 *A. kolomikta* (Maxim. & Rupr.) Maxim. 有 3 – 4 条拟孔沟 ,本研究仅观察了黑蕊猕猴桃 ,未见有 4 条孔沟的 ;而种间杂交后代植物花粉没有发现孔沟有增加的 ,倒是有减少现象

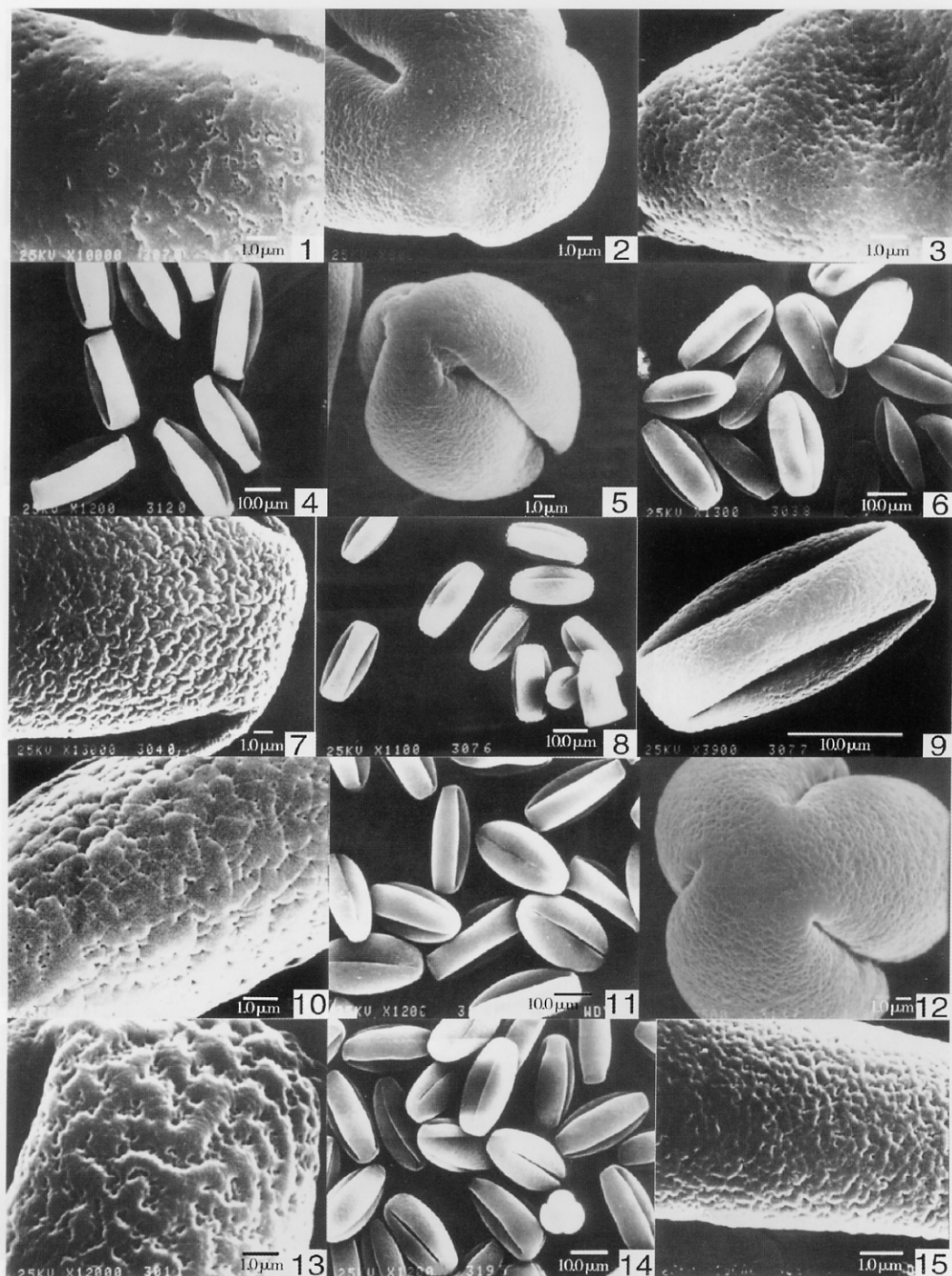


图 1-15 猕猴桃属 6 个分类群的花粉形态 1, 2. 梅叶猕猴桃。3, 4. 大籽猕猴桃。5-7. 黑蕊猕猴桃。8-10. 金花猕猴桃。11-13. 美味猕猴桃。14, 15. 中华猕猴桃。

Figs. 1-15. Pollen morphology of six taxa of *Actinidia*. 1, 2. *A. macrosperma* var. *munoides*. 3, 4. *A. macrosperma*. 5-7. *A. melanandra*. 8-10. *A. chrysantha*. 11-13. *A. deliciosa*. 14, 15. *A. chinensis*.

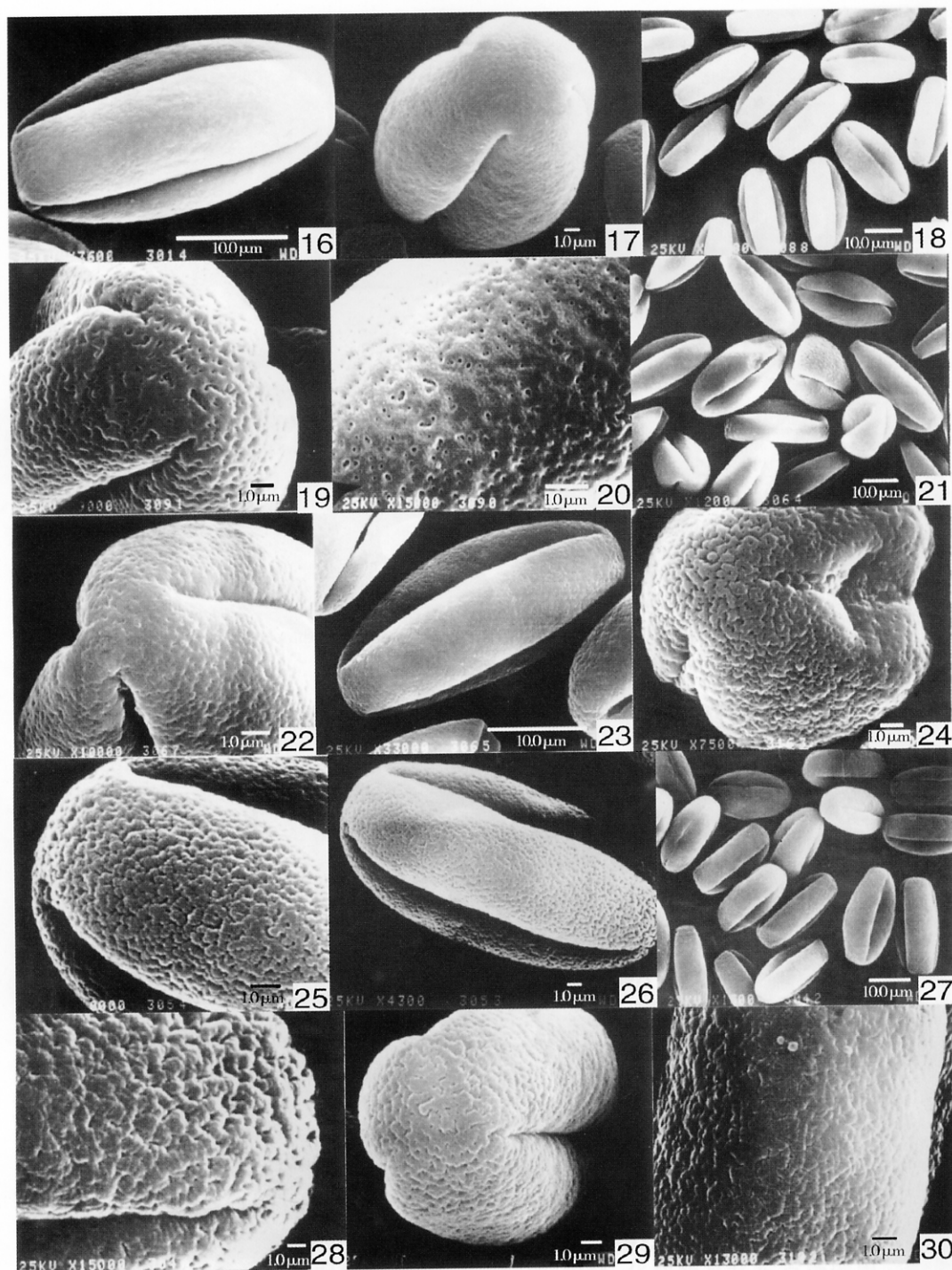


图 16-30 猕猴桃属 7 个分类群的花粉形态 16, 17. 中华猕猴桃. 18-20. 黄毛猕猴桃. 21-23. 葛枣猕猴桃. 24. 绵毛猕猴桃. 25, 26. 长叶猕猴桃. 27-29. 草叶猕猴桃. 30. 毛叶硬齿猕猴桃.

Figs. 16-30. Pollen morphology of seven taxa of *Actinidia*. 16, 17. *A. chinensis*. 18-20. *A. fulvicoma*. 21-23. *A. polygama*. 24. *A. fulvicoma* var. *lanata*. 25, 26. *A. hemsleyana*. 27-29. *A. rubricaulis* var. *coriacea*. 30. *A. callosa* var. *strigillosa*.

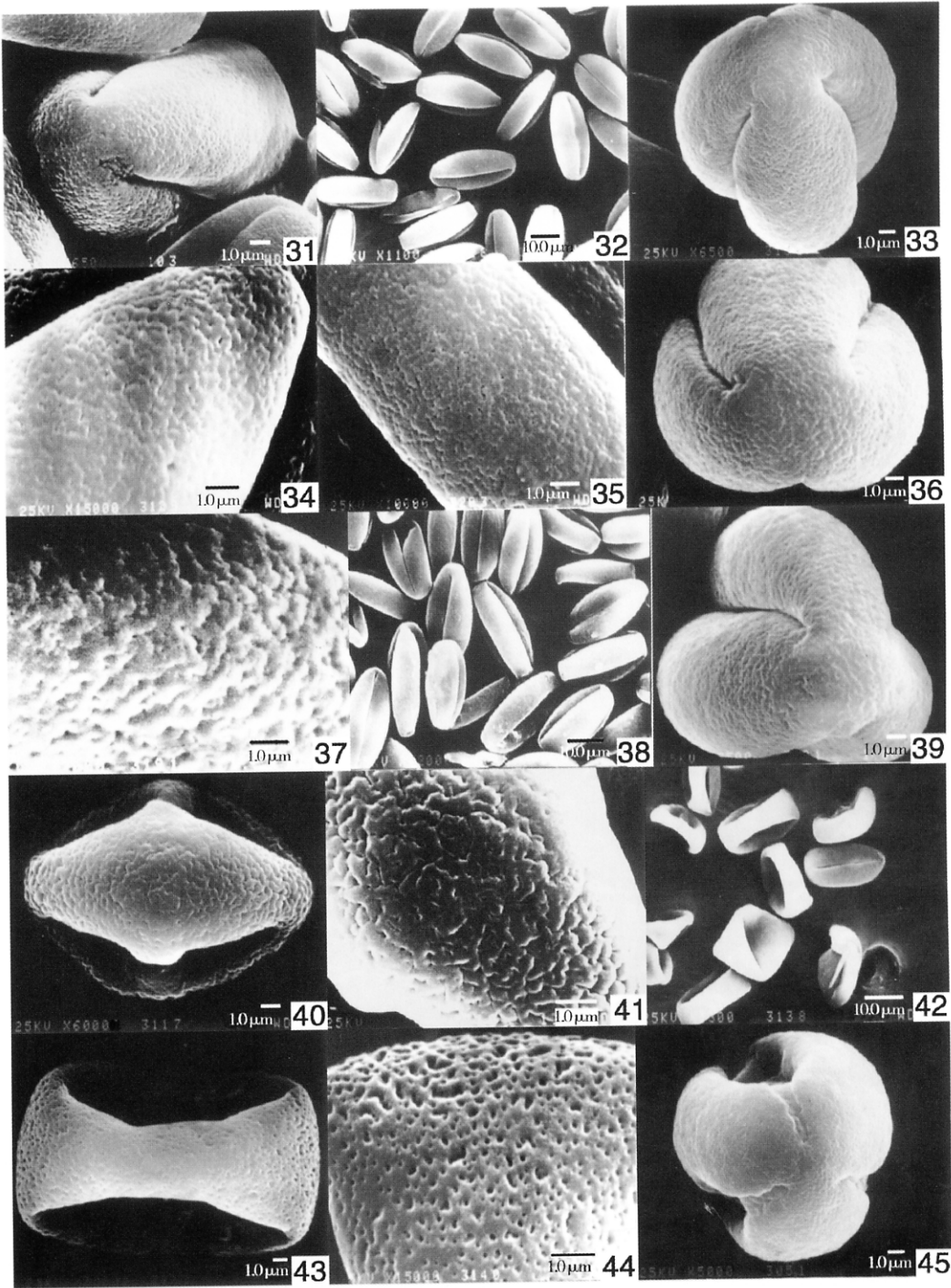
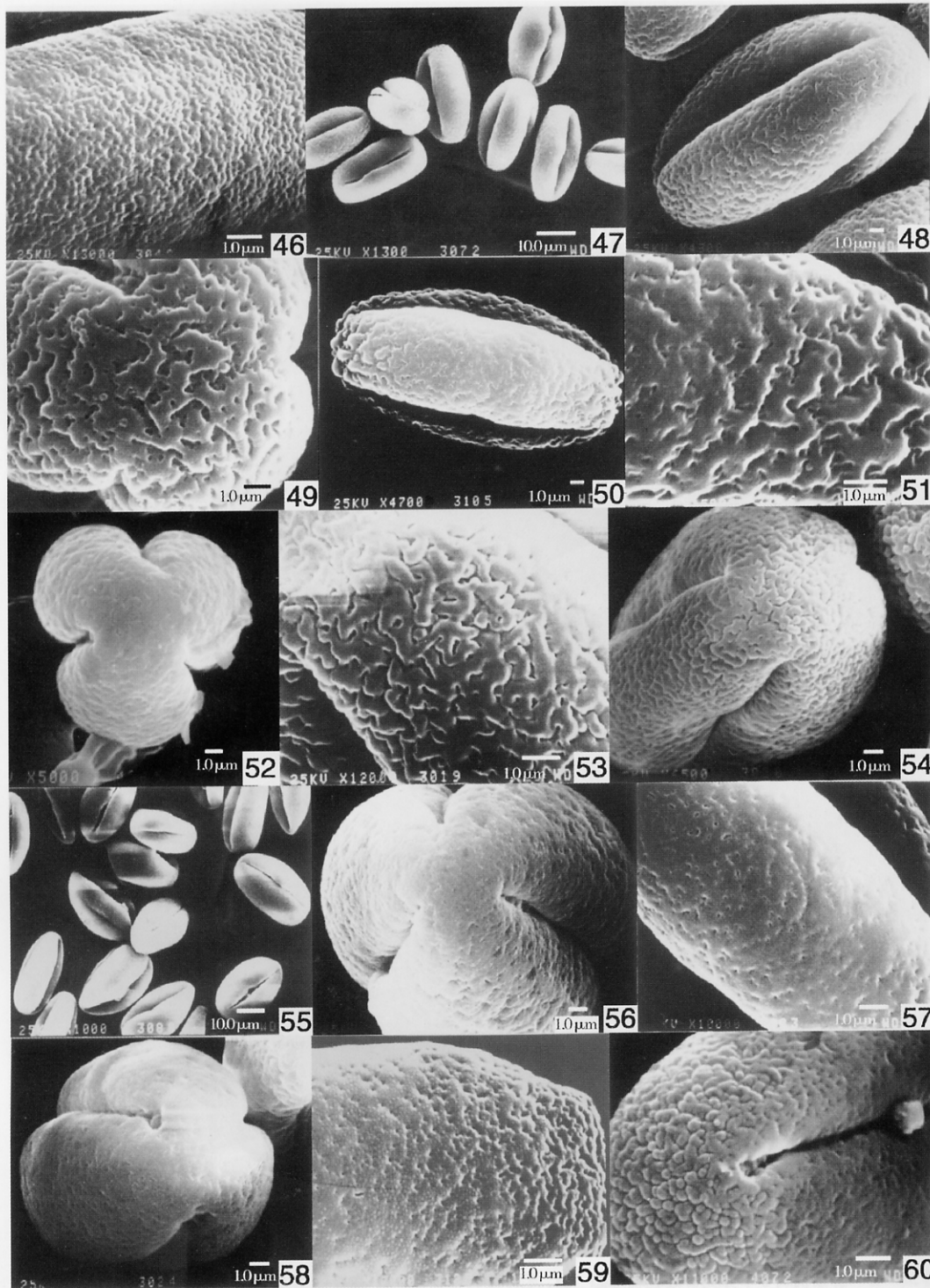


图 31 - 45 猕猴桃属 8 个分类群的花粉形态 31. 毛叶硬齿猕猴桃。32 - 34. 大花猕猴桃。35. 山梨猕猴桃。36, 37. 异色猕猴桃。38, 39. 湖北猕猴桃。40, 41. 安息香猕猴桃。42 - 44. 美丽猕猴桃。45. 漓江猕猴桃。
Figs. 31 - 45. Pollen morphology of eight taxa of *Actinidia*. 31. *A. callosa* var. *strigillosa*. 32 - 34. *A. grandiflora*. 35. *A. rufa*. 36, 37. *A. callosa* var. *discolor*. 38, 39. *A. hubeiensis*. 40, 41. *A. styracifolia*. 42 - 44. *A. melliana*. 45. *A. lijian-gensis*.



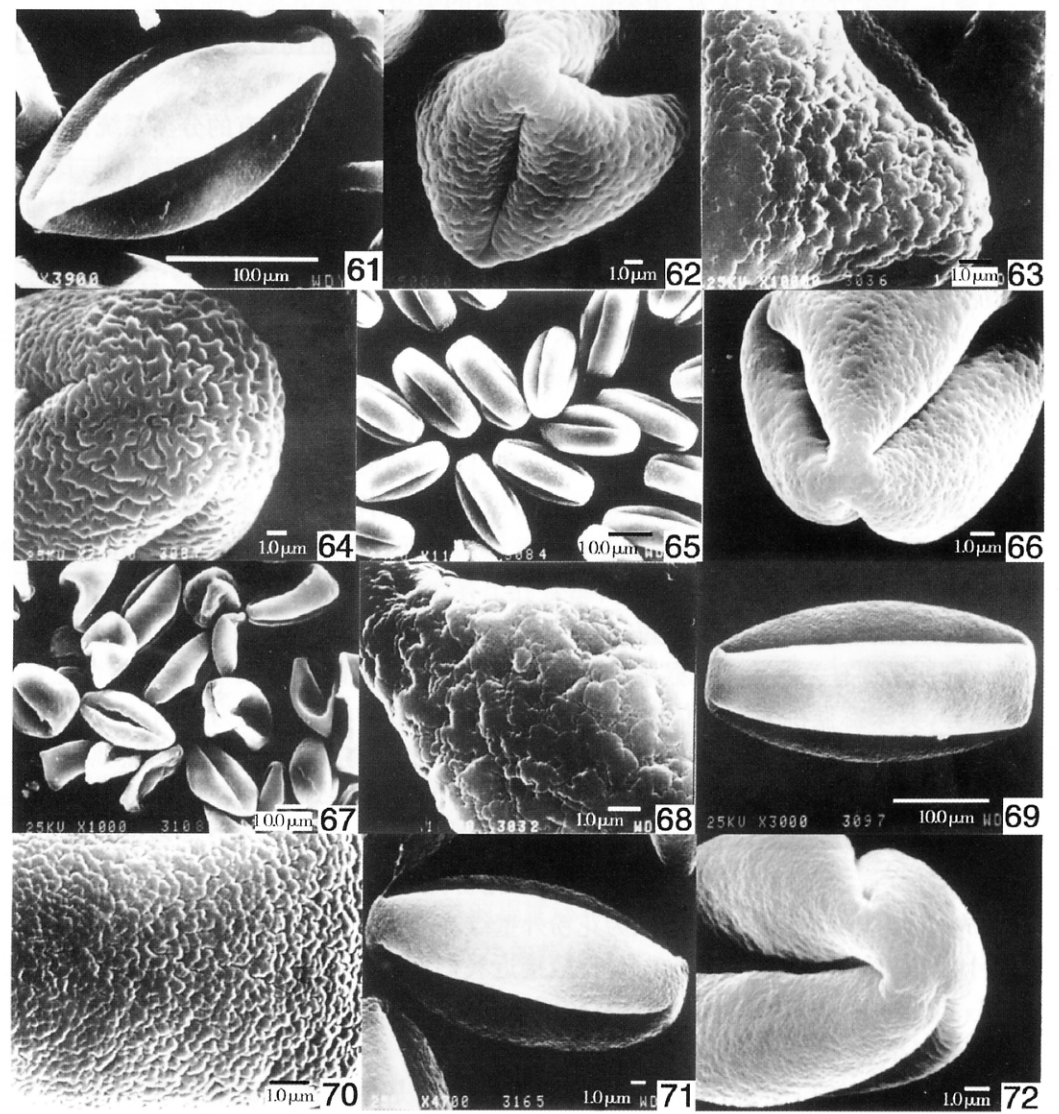


图 61-68 猕猴桃属 4 个组合的种间杂种植株的花粉形态 61. 中华猕猴桃 × 阔叶猕猴桃。62, 63. 中华猕猴桃 × 毛花猕猴桃。64, 65. 毛花猕猴桃 × 中华猕猴桃 (T₁₈)。66-68. 美味猕猴桃 × 中华猕猴桃。图 69-72 猕猴桃属 2 个栽培品种植株的花粉形态 69, 70. 美味猕猴桃品种 (Hayward)。71, 72. 中华猕猴桃雄株 (磨山 5 号)。
Figs. 61-68. Pollen morphology of four combinations of interspecific hybrids of *Actinidia*. 61. *A. chinensis* × *A. latifolia*. 62, 63. *A. chinensis* × *A. eriantha*. 64, 65. *A. eriantha* × *A. chinensis* (T₁₈). 66-68. *A. deliciosa* × *A. chinensis*. Figs. 69-72. Pollen morphology of two cultivars of *Actinidia*. 69, 70. *A. deliciosa* cv. Hayward. 71, 72. *A. chinensis* cv. Moshan No.5 (♂).

图 46-60 猕猴桃属 9 个分类群的花粉形态 46. 漓江猕猴桃。47-49. 糙毛猕猴桃。50, 51. 阔叶猕猴桃。52. 密花猕猴桃。53, 54. 毛花猕猴桃。55, 56. 软枣猕猴桃。57, 58. 华南猕猴桃。59. 粉毛猕猴桃。60. 清风藤猕猴桃。
Figs. 46-60. Pollen morphology of nine taxa of *Actinidia*. 46. *A. lijiangensis*. 47-49. *A. fulvicoma* var. *lanata* f. *hirsuta*. 50, 51. *A. latifolia*. 52. *A. rufotricha* var. *glomerata*. 53, 54. *A. eriantha*. 55, 56. *A. arguta*. 57, 58. *A. glaucophylla*. 59. *A. farinosa*. 60. *A. sabiaefolia*.

(2-3 条)。传统分类观点认为,净果组为较原始的类型,该属其他物种是通过自然杂交等途径进化而来(李建强等,2000),作者初步提出的猕猴桃属植物花粉粒的萌发沟数量是向逐渐减少的方向发展,但这一观点有待今后进一步观察验证。

根据上述检索表可看出,依花粉形态建立的系统不完全支持现有的分类系统,如有些物种的变种及变型花粉粒大小、外壁纹饰均有较大差异,如星毛组中黄毛猕猴桃与其变种绵毛猕猴桃,甚至绵毛猕猴桃的变型糙毛猕猴桃之间均有差异,在目前经典分类中该种分类最复杂,不仅存在变种,而且变种下还有变型。该种的分类尚需进一步探讨。在斑果组中,硬齿猕猴桃下的变种数量最多,有 8 个变种,但其中的毛叶硬齿猕猴桃、异色猕猴桃两变种花粉外壁纹饰区别较大。看来该种不仅在宏观形态上存在广泛变异,在微形态上也具有丰富的多样性。栽培上的两个主要种中华猕猴桃和美味猕猴桃的花粉粒很类似,仅有花粉粒大小和外壁穿孔上的小区别,从分类历史上来看,美味猕猴桃是从中华猕猴桃的变种提升成为一个独立的种的。阔叶猕猴桃和由其变种提升为种的漓江猕猴桃在宏观形态上差别不大(叶和花序特征相似),而花粉外壁纹饰差别较大。净果组的梅叶猕猴桃、大籽猕猴桃、黑蕊猕猴桃和葛枣猕猴桃花粉外壁纹饰较近似,特别是梅叶猕猴桃和大籽猕猴桃在宏观形态上几乎无法区分,但在外壁穿孔上存在细微差别。

种间杂交后代雄株花粉粒空瘪,萌发孔沟很宽,没有授粉能力,可能是与杂交亲本的染色体倍性复杂有关。美味猕猴桃和中华猕猴桃虽有较近的亲缘关系,但在倍性上存在较大差异,美味猕猴桃为六倍体($2n = 6x = 174$),栽培的中华猕猴桃为四倍体($2n = 4x = 116$) (Huang et al., 2000),杂交后代形成五倍体植株,使花粉母细胞在有丝分裂期间难以形成配子体,因此花粉粒败育。同样问题也存在于中华猕猴桃和毛花猕猴桃($2n = 2x = 58$)的杂交后代植株的花粉上,但用大果毛花猕猴桃(毛花猕猴桃中选育的栽培品种)与中华猕猴桃杂交而产生的后代(T_{18})植株有正常花粉,推测大果毛花猕猴桃可能为四倍体,且纹饰类型接近母本植株。作者认为花粉外壁纹饰的遗传属母性遗传。在扫描电镜观察的物种中,美丽猕猴桃的花粉较空瘪,比较接近我们所进行的远缘杂交后代的花粉,在宏观形态上,该种的枝梢和叶片上均被有较明显的长刺毛,果实很小,可能是两种果实较小种类的天然杂种。这有待进一步核实。

据康宁等(1993)的观点,猕猴桃属植物的花粉是由大到小进化。根据梁畴芬等(1984)的分类,净果组的软枣猕猴桃和黑蕊猕猴桃属于较原始的种,而大籽猕猴桃和梅叶猕猴桃为进化的种,它们在花粉大小上变化不明显,相反后者的还大于前者的。在比较两个栽培物种及其栽培品种的花粉粒大小时,经人工选择的雄株花粉粒略小于原始种,纹饰也变成较细皱波状或穿孔较密,这是否与选择的品种注重开花数量和授粉萌发质量有关尚需进一步研究,因为果树栽培上要求授粉雄株花量大,势必造成树体营养的竞争和花序变小等方面的变化,从而使花粉粒逐渐变小;另一方面,选育的雄株要有较好的亲和力,而花粉外壁纹饰可能含有一种识别蛋白(Hopping, 1990),较细的皱波状纹饰和较密的穿孔是否有利于授粉受精,目前尚不清楚。

结合对该属植物其他形态的观察,发现在果实大小和花粉粒大小之间存在一定的相关性,如栽培的美味猕猴桃的花粉几乎与本次观察中最大的花粉——梅叶猕猴桃的花粉一样,其果实也是该属植物最大的果实,其次是栽培的中华猕猴桃的花粉,同样较大。作

表 2 猕猴桃属植物果实大小与花粉粒大小的相关关系分析
Table 2 Analysis of correlation between fruit size and pollen size in *Actinidia*

分类群 Taxon	果实平均大小 (g) Fruit mean weight ¹⁾ (g)	花粉粒大小 (μm) Pollen grain size ²⁾ (μm)	果实大小与花粉粒 大小的相关系数 Coefficient index of fruit weight with pollen size
美味猕猴桃 <i>A. deliciosa</i>	39.2	32.7 × 15.4 (24.1)	0.7755
中华猕猴桃 <i>A. chinensis</i>	31.5	28.2 × 13.5 (20.9)	
毛花猕猴桃 <i>A. eriantha</i>	25.4	27.4 × 14.8 (21.1)	
大籽猕猴桃 <i>A. macrosperma</i>	17.8	31.6 × 14.2 (22.9)	
葛枣猕猴桃 <i>A. polygama</i>	7.0	31.6 × 14.9 (23.3)	
清风藤猕猴桃 <i>A. sabiaefolia</i>	1.6	18.9 × 10.0 (14.5)	
阔叶猕猴桃 <i>A. latifolia</i>	2.9	21.8 × 11.0 (16.4)	
密花猕猴桃 <i>A. rufotricha</i> var. <i>glomerata</i>	1.8	23.4 × 12.5 (18.0)	
绵毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i> var. <i>lanata</i>	4.3	23.5 × 11.2 (17.4)	
华南猕猴桃 <i>A. glaucophylla</i>	2.7	20.7 × 11.8 (16.3)	
美丽猕猴桃 <i>A. melliana</i>	2.0	20.4 × 10.9 (15.7)	
革叶猕猴桃 <i>A. rubricaulis</i> var. <i>coriacea</i>	1.8	21.1 × 9.9 (15.5)	
安息香猕猴桃 <i>A. styracifolia</i>	3.1	17.5 × 12.0 (14.8)	

1) 资料来源于中国科学院武汉植物园猕猴桃研究中心多年的观察数据,部分参阅崔致学(1993)。2) 括号内数据为极轴和赤道轴长度平均值。
1) Data mostly come from the database in the Kiwifruit Research Center in Wuhan Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, and some from Cui (1993). 2) The values in parenthesis are average values of polar length and equatorial length.

为较原始的净果组中的一些花粉如葛枣猕猴桃、大籽猕猴桃、软枣猕猴桃、黑蕊猕猴桃等的花粉也较大,而目前软枣猕猴桃和黑蕊猕猴桃正被开发成栽培品种。清风藤猕猴桃、阔叶猕猴桃、密花猕猴桃、美丽猕猴桃、革叶猕猴桃和安息香猕猴桃的果实很小(平均果重在0.8–1.5 g之间),其花粉粒大小也几乎是最小或接近最小,果实与花粉粒平均纵横径的相关系数 $r = 0.7755$ (表2)。这种相关的程度还有待进一步确定,但我们认为可以用物种雄株花粉粒的大小作为推断雌株果实大小的指标之一,为今后杂交育种的早期选择提供科学依据。

参 考 文 献

Chat J, Chalak L, Petit J R. 1999. Strict paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 314–322.

Cipriani G, Testolin R, Morgante M. 1995. Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia* revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments. *Molecular and General Genetics* 247: 693–697.

Crowhurst R N, Gardner R C. 1991. A genome-specific repeat sequence from kiwifruit (*Actinidia deliciosa* var. *deliciosa*). *Theoretical and Applied Genetics* 81: 71–78.

Cui Z-X (崔致学) ed. 1993. *Actinidia* in China (中国猕猴桃). Jinan: Shandong Science and Technology Press. 1–149.

Dunn S T. 1911. A revision of the genus *Actinidia* Lindl. *Botanical Journal of the Linnean Society* 39: 391–410.

He Z-C (何子灿), Wang S-M (王圣梅), Huang H-W (黄宏文), Huang H-Q (黄汉全). 1998. Study on chromosome numbers of 6 species and 1 variety in *Actinidia* Lindl. *Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究)* 16: 299–301.

He Z-C (何子灿), Zhong Y (钟扬), Liu H-T (刘洪涛), Tang X-H (唐先华), Ye L (叶力), Huang D-S (黄

- 德世), Xu L-M (徐立铭). 2000. Quantitative taxonomic analyses of *Actinidia* (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 38: 121 – 136.
- Hopping M E. 1990. Floral biology, pollination, and fruit set. In: Warrington I J, Weston G C eds. *Kiwifruit: Science and Management*. Auckland: Ray Richards Publisher. 71 – 96.
- Huang H-W (黄宏文), Dane F, Wang Z-R (王中仁), Jiang Z-W (姜正旺), Huang R-H (黄仁煌), Wang S-M (王圣梅). 1997. Isozyme inheritance and variation in *Actinidia*. *Heredity* 78: 328 – 336.
- Huang H-W (黄宏文), Gong J-J (龚俊杰), Wang S-M (王圣梅), He Z-C (何子灿), Zhang Z-H (张忠慧), Li J-Q (李建强). 2000. Genetic diversity in *Actinidia*. *Biodiversity Science* (生物多样性) 8: 1 – 12.
- Huang H-W, Li Z-Z, Li J-Q, Kubisiak T-L, Layne D-R. 2002. Phylogenetic relationships in *Actinidia* as revealed by RAPD analysis. *Journal of American Society for Horticultural Science* 127: 759 – 766.
- Huang W G, Cipriani G, Morgante M, Testolin R. 1998. Microsatellite DNA in *Actinidia chinensis*: isolation, characterisation, and homology in related species. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 1269 – 1278.
- Kang N (康宁), Wang S-M (王圣梅), Huang R-H (黄仁煌), Wu X-W (武显维). 1993. Studies on the pollen morphology of nine species of genus *Actinidia*. *Wuhan Journal of Botanical Research* (武汉植物学研究) 11: 111 – 116.
- Li H-L (李惠林). 1952. A taxonomic review of the genus *Actinidia*. *Journal of the Arnold Arboretum* 33: 1 – 61.
- Li J-Q (李建强), Cai Q (蔡清), Huang H-W (黄宏文). 2000. On the phylogeny of the genus *Actinidia* Lindley. In: Huang H-W (黄宏文) ed. *Advances in Actinidia Research* (猕猴桃研究进展). Beijing: Science Press. 80 – 86.
- Liang C-F (梁畴芬). 1975. Classification of *Actinidia chinensis* Planch. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 13 (4): 32 – 35.
- Liang C-F (梁畴芬). 1982. An addition to the intraspecific taxa of *Actinidia chinensis* Planch. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 20: 101 – 105.
- Liang C-F (梁畴芬), Chen Y-C (陈永昌), Wang Y-S (王育生). 1984. Actinidiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 49 (2): 195 – 269.
- Testolin R, Cipriani G. 1997. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in the genus *Actinidia*. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 897 – 903.
- Testolin R, Cipriani G, Ferguson A R, Gardner R C. 1997. Molecular approaches to systematics of *Actinidia*. *Acta Horticulturiae* 444: 97 – 102.
- Testolin R, Ferguson A R. 1997. Isozyme polymorphism in the genus *Actinidia* and the origin of the kiwifruit genome. *Systematic Botany* 22: 685 – 700.
- Webby R F, Wilson R D, Ferguson A R. 1994. Leaf flavonoids of *Actinidia*. *Biochemical Systematics and Ecology* 22: 27 – 28.
- Xiong Z-T (熊治廷), Huang R-H (黄仁煌), Wu X-W (武显维). 1985. Chromosome number observation on 4 *Actinidia* species. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究) 3: 219 – 224.
- Xiong Z-T (熊治廷), Huang R-H (黄仁煌). 1988. Chromosome numbers of 10 species and 3 varieties in *Actinidia* Lindl. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 26: 245 – 247.
- Yan G, Atkinson R G, Ferguson A R, McNeilage M A, Murray B G. 1997. *In situ* hybridization in *Actinidia* using repeat DNA and genomic probes. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 507 – 513.
- Zhang Z-Y (张芝玉). 1987. A study on the pollen morphology of Actinidiaceae and its systematic position. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 25: 9 – 23.
- Zhu C-C (祝晨), Xu G-J (徐国钧), Xu L-S (徐珞珊), Li P (李萍). 1995. Studies on the pollen morphology of twelve species of *Actinidia*. *Journal of China Pharmaceutical University* (中国药科大学学报) 26: 139 – 143.
- Zou L-M (邹乐敏), Zhang X-M (张西民), Zhang Z-D (张志德), Song B-B (宋保邦), Guo S-X (郭绍仙). 1986. Studies on the systematic relationship of some of the species in the genus *Pyrus* based on pollen grain morphology. *Acta Horticulturiae Sinica* (园艺学报) 13: 219 – 224.